

УДК 576.893.161.13

© 1993

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ТРИПАНОСОМАТИД

А. О. Фролов

Сравнительный анализ эволюционных преобразований плана строения в трех группах кинетопластид Bodonidae, Cryptobiidae, Trypanosomatidae показывает, что среди трипаносоматид наибольшим сходством с бодонидами и криптобиями обладают трипаносомы из низших позвоночных животных. Предлагается новая гипотеза происхождения трипаносоматид, согласно которой в качестве предков трипаносом рассматриваются криптобии, паразитировавшие в крови древних пресноводных рыб.

Паразитические жгутиконосцы трипаносоматиды находятся в центре внимания исследователей, прежде всего благодаря тому что многие из них являются возбудителями опасных трансмиссивных заболеваний человека, животных и растений. Несмотря на постоянный интерес, проявляемый к этой группе простейших, и более чем столетнюю историю ее изучения, не будет преувеличением сказать, что трипаносоматиды до сих пор во многом остаются загадкой для исследователей. В этой связи вновь, как и в начале века, на первый план выходит вопрос о происхождении и эволюции трипаносоматид, так как именно здесь можно рассчитывать найти ключ к пониманию общих закономерностей, определяющих структуру их сложных жизненных циклов, характеризующихся черезвычайным разнообразием стадий.

Традиционно всех трипаносоматид делят на две группы нетаксономического ранга: на «высших» — кровепаразитов позвоночных животных, переносчиками которых являются клещи, насекомые и пиявки, и «низших» — моноксенных паразитов насекомых. К последней группе относят и паразитов растений, переносчиками которых служат клопы фитофаги. Такое условное разделение отражает, кроме прочего, и современные взгляды на проблему происхождения трипаносоматид (Baker, 1974; Hoag, 1972; McGhee, Cosgrove, 1980; Molupneux, Ashford, 1983; Wallace, 1966). Основы этих взглядов сформировались еще в начале века (Legé, 1904; Legé, Dubosq, 1910), а к середине столетия гипотеза Леже завоевала всеобщее признание. Вот что писал по этому поводу В. А. Догель: «По отношению к кровяным жгутиконосцам, каковы многочисленные виды *Trypanosoma*, правильнее всего предполагать, что отдаленные предки их жили в кишечнике насекомых... В пользу этого очень важным свидетельством является то обстоятельство, что в настоящее время имеется много насекомых (блохи, мухи и др.) как кровососущих, так даже и не кровососущих, в кишечнике которых живут ближайшие родичи трипанозом... (т. е. «низшие» трипаносоматиды.— А. Ф.)... Когда впоследствии эти насекомые стали питаться кровью позвоночных, ... у кишечных жгутиконосцев получилась возможность контакта с позвоночными и шансы попадать во время акта сосания в кровь... Позднее жизненный цикл таких жгутиконосцев дифференцировался на ряд стадий, часть которых регулярно проводится паразитом в позвоночном, другая же часть столь же регулярно в кишечнике кроссосущего насекомого.» (Догель, 1947, с. 59). В пользу изложенной

концепции обычно приводится еще один довод: морфология «высших» трипаносоматид в переносчиках, как правило, идентична морфологии ряда «низших» трипаносоматид. Иными словами трипаносомы в переносчиках формируют эпимастиготы — основную жгутиковую форму цикла развития «низших» *Blastocrithidia*, а лейшмании — промастиготы, характерную стадию моноксенных *Leptomonas*. Современная гипотеза происхождения трипаносоматид получила наибольшее развитие в работах Гоара и Бакера (Hoag, 1972; Baker, 1974). Предполагается, что предками трипаносоматид были свободноживущие одножгутиковые простейшие, первоначально освоившие в качестве хозяев древних насекомых. Бакер, кроме того, допускает, что, помимо насекомых, а возможно и до них, предки трипаносоматид освоили кольчатых червей. Моноксенные паразиты древних беспозвоночных, потомками которых являются современные «низшие» трипаносоматиды, сформировали впоследствии две основные эволюционные ветви эпи- и промастиготную, на базе которых уже упомянутым выше путем возникли кровепаразиты позвоночных животных. Гипотеза Леже, развитая его последователями, оттеснила на задний план множество разнообразных представлений о происхождении и эволюции трипаносоматид (Baker, 1974). Все они имеют сейчас лишь исторический интерес, и мы не имеем возможности рассмотреть их в нашей работе. Отсутствие в настоящее время альтернативных гипотез о происхождении трипаносоматид объясняется, с нашей точки зрения, довольно просто. Дело в том, что Леже и его последователями найдены действительно наиболее логичные объяснения тем фактам, которые традиционно рассматриваются в рамках данной проблемы. Попробуем, однако, проанализировать объективность и достаточность этих фактов. Относительно свободноживущих предков трипаносоматид ни сам Леже, ни сторонники его взглядов не располагали какими-либо данными. До настоящего времени такие организмы не найдены в природе, хотя поиск их велся достаточно интенсивно (Vickerstain, 1976; Wallace, 1966). Между тем хорошо известны две группы жгутиконосцев, объединяющие как свободноживущих, так и паразитических простейших, — бодониды и криптобии, которые имеют много общих черт с трипаносоматидами (рис. 1) (Карпов, 1990; Brugeronne e. a., 1979; Lom, 1979; Vickerstain, Preston, 1976; Woo, 1987). Все три группы объединяют в тип *Kinetoplastidae*, в рамках которого, с нашей точки зрения, и следует искать предков трипаносоматид. Утверждение, что первичными хозяевами трипаносоматид были беспозвоночные животные, базируется главным образом на наличии в этой группе большого числа видов — моноксенных паразитов кишечного тракта насекомых. Однако позвоночных животных трипаносоматиды освоили не менее широко (Подлипаев, 1990). Кроме того, приуроченность абсолютного большинства «низших» трипаносоматид к тем отрядам насекомых, в которых получила широкое распределение гематофагия и, наоборот, их отсутствие в наиболее древних отрядах *Insecta* (Wallace, 1966), позволяет предполагать, что насекомые не были первичными хозяевами трипаносоматид. Что же касается аннелидной ветви в эволюции трипаносоматид, то подобно представлениям о свободноживущих лептомонас-подобных предках, она целиком гипотетична, так как в кольчатах червях моноксенные трипаносоматиды до сих пор не найдены. И, наконец, морфологическое сходство «высших» трипаносоматид из переносчиков и «низших» трипаносоматид, используемое как еще одно доказательство первичности моноксенных жгутиконосцев из насекомых, при более объективном анализе не столько подтверждает, сколько серьезно компрометирует рассматриваемую гипотезу. Действительно, если две эволюционные ветви трипаносоматид — эпи- и промастиготная сформировались у древних моноксенных паразитов насекомых, а *Leishmania* и *Trypanosoma* возникли, как утверждается, уже на базе этих дивергировавших групп, то совершенно неясно, каким образом сформировались жизненные циклы *Endotrypanum* и многих *Trypanosoma* из амфибий, в которых происходит закономер-

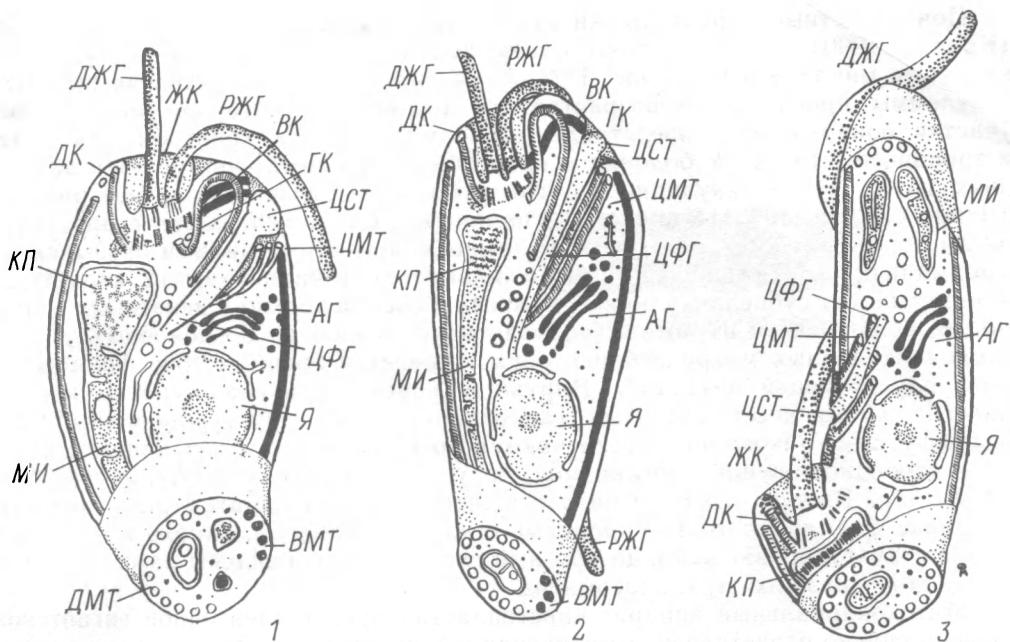


Рис. 1. Схема ультратонкой организации клеток кинетопластид.

Fig. 1. The scheme of the fine structure of the Kinetoplastida.

1 — Bodonidae; 2 — Cryptobiidae; 3 — Trypanosomatidae; АГ — аппарат Гольджа; ВК — вентральный корешок; ВМТ — группа вентральных субпелликулярных микротрубочек; ГК — глоточный корешок; ДЖГ — двигательный жгутик; ДК — дорсальный корешок; ДМТ — группа дорсальных субпелликулярных микротрубочек; ЖК — жгутиковый карман; КП — кинетопласт; МИ — митохондрия; РЖГ — рекурентный жгутик; ЦМТ — цитофарингальные микротрубочки; ЦСТ — цистостом; ЦФГ — цитофаринг; Я — ядро.

ное чередование эпи- и промастиготных стадий (Bardsley, Harmsten, 1973; Jadin, Creemers, 1969; Molnay, Ashford, 1983). Таким образом, уже из перечисленных примеров видно, что существующая в настоящее время гипотеза происхождения и эволюции трипаносоматид аргументирована недостаточно убедительно. Это позволяет предложить иную ее трактовку. В первой работе на эту тему мы рассмотрим только вопрос о происхождении трипаносоматид.

В группах организмов, лишенных палеонтологической летописи, основу филогенетических построений составляют данные сравнительно-морфологического анализа современных их представителей. Применительно к простейшим использование этого метода основано на концепции относительного эволюционного консерватизма клеточных структур в их естественных группах. Этот подход все чаще используется в последнее время в целях систематики, особенно при работе с таксонами ранга типа и выше (Карпов, 1990; Старобогатов, 1986). В рамках интересующего нас вопроса этот метод также может быть использован. Бодонид, криптобий и трипаносоматид объединяют в один тип Kinetoplastidae Honigberg, 1963 главным образом на основании наличия у них специализированной клеточной органеллы — кинетопласта (Калинникова, 1977; Vickerman, 1976, 1977). Однако наличие одного уникального признака не является достаточным основанием для характеристики типа, поскольку не позволяет говорить об едином плане строения рассматриваемых организмов. Поэтому остановимся подробнее на данном вопросе, учитывая, что эволюционные преобразования плана строения, определяющие самостоятельность отдельных групп кинетопластид, станут для нас основой при выяснении филогенетических связей между ними.

Поверхностные структуры кинетопластид построены по типу тубулеммы (Карпов, 1990), т. е. включают плазмалемму и подстилающие ее субпелликулярные микротрубочки (рис. 1; 2, 1; см. вкл.). При этом степень развития тубулеммы прогрессивно возрастает от бодонид, у которых значительные участки покровов еще представлены плазмалеммой, к криптобиям и далее к трипаносоматидам. У бодонид и криптобий тубулемма формируется за счет двух групп субпелликулярных микротрубочек — дорсальной и вентральной (Brugeron et al., 1979). У криптобий, например у *Cr. borreli*, за счет возрастания числа дорсальных микротрубочек, разрывы между этими рядами оказываются минимальными. Для абсолютного большинства трипаносоматид характерен замкнутый ряд субпелликулярных микротрубочек, и только у некоторых трипаносом, большинство из которых паразитирует в низших позвоночных, в ряду субпелликулярных микротрубочек обнаруживается брешь в зоне формирования ундулирующей мембранны. Наружная поверхность плазмалеммы кинетопластид часто несет развитый гликокаликс. Как структурированный, так и диффузный гликокаликсы встречаются во всех трех группах кинетопластид и у свободноживущих организмов, и у паразитических (Mylnikov, 1986; Vickerman, Preston, 1976). Считалось, что у трипаносоматид развитый гликокаликс формируют только кровяные стадии трипаносом, однако в последнее время структурированный и диффузный гликокаликсы найдены нами у различных видов «низших» трипаносоматид.

Митохондриальный аппарат кинетопластид представлен одной гигантской, обычно сильно разветвленной митохондрией, со специализированным участком кинетопластом (Калинникова, 1977; Vickerman, 1977). Под кинетопластом понимают ДНК-содержащую часть митохондрии. Виккерман выделяет три типа организации кинетопластов: панкинетопластию, поликинетопластию и эукинетопластию (Vickerman, 1977). В первом случае фибриллы ДНК располагаются более или менее диффузно в матриксе митохондрии. Вероятно, это наиболее примитивный тип организации кинетопласта, близкий к исходному состоянию. Панкинетопласти ширококо распространены у бодонид. При поликинетопластии фибриллы ДНК образуют отдельные четко дифференцируемые скопления в матриксе митохондрии. Поликинетопластия отмечена и у бодонид, и у криптобий. Эукинетопласти известны во всех трех группах кинетопластид. В этом случае вся митохондриальная ДНК собрана в одном участке митохондрии, расположеннном, как правило, рядом с кинетосомами жгутиков. Кинетопласт трипаносоматид относится к эукинетопластному типу (Калинникова, 1977). Однако даже чисто морфологически его организация, характеризующаяся компактной, дисковидной упаковкой колец ДНК, уникальна среди кинетопластид (рис. 2, 2). В митохондриях кинетопластид обычно присутствуют пластинчатые, тарелковидные кристы. Как правило, морфология митохондриальных крист отличается высокой консервативностью, что позволяет использовать этот признак при определении границ таксонов очень высокого ранга (типы, царства) (Серавин, 1980; Старобогатов, 1986; Taylor, 1978). В этой связи важное значение, с нашей точки зрения, приобретает обнаружение в митохондриях криптобий и трипаносоматид одновременно трубчатых и пластинчатых крист (Подлипаев и др., 1990; Фролов, Малышева, 1989; Brooker, 1971b; Vickerman, Preston, 1976) (рис. 2, 3—5).

По строению жгутикового аппарата кинетопластиды разделяются на две группы. Бодониды и криптобии имеют по два гетеродинамных жгутика, а трипаносоматиды единственный двигательный жгутик. Жгутики кинетопластид имеют классическое строение: кинетосома $3 \times 9 + 0$; длинная переходная зона с двумя поперечными пластинками $2 \times 9 + 0$ и собственно аксонема жгутика $2 \times 9 + 2$. Поверхность двигательного жгутика некоторых бодонид может нести простые мастигонемы (Brooker, 1971a). У бодонид, криптобий и трипаносоматид, кроме того, часто обнаруживаются короткие волосовидные

структуры, формирующие опушение на поверхности переходной зоны жгутика и располагающиеся 9 рядами против дублетов микротрубочек. Характерной чертой жгутиков кинетопластид является наличие в них так называемого параксиального тяжа — микрофиламентозной структуры со сложной пространственной организацией (Brugeronne e. a., 1979; Cachon e. a., 1988; Farina e. a., 1986; Fuge, 1969; Vickerman, Preston, 1976). Параксиальный тяж в жгутиках кинетопластид идет параллельно аксонеме и занимает константное положение по отношению к плоскости, проходящей через пару центральных микротрубочек (рис. 2, б). Причем в двигательных жгутиках бодонид, криптобий, трипаносоматид он морфологически связан с 4 и 7 дублетами аксонемы, а в рекуррентных жгутиках бодонид и криптобий он ассоциирован либо со 2-м и 5-м, либо с 3-м и 6-м дублетами. Этот факт мы склонны рассматривать как одно из доказательств природы единственного жгутика трипаносоматид. Корешковая система кинетосом представлена у кинетопластид в основном микротрубочковыми элементами (Карпов, 1990). У бодонид и криптобий выделяют 3 корешка, у трипаносоматид один. От кинетосомы двигательного жгутика у бодонид и криптобий берет начало дорсальный корешок. Он состоит из 3—4 микротрубочек, в основании связанных с фибрillлярной пластинкой. Сходный корешок обнаруживается и у кинетосомы единственного жгутика трипаносоматид (Карпов, 1990; Brugeronne e. a., 1979; Vickerman, Preston, 1976). У всех кинетопластид этот корешок связан с субпелликулярными микротрубочками: у бодонид и криптобий с многочисленными дорсальными, а у трипаносоматид через фибрillлярную вставку в апикальной части жгутикового кармана с общей группой субпелликулярных микротрубочек (рис. 1). Эти факты также подтверждают предположение о гомологичности единственного жгутика трипаносоматид и двигательных жгутиков бодонид и криптобий. Кинетосома рекуррентного жгутика формирует два корешка: глоточный, микротрубочки которого участвуют в армировании цитостом-цитофарингального комплекса, и вентральный, который формирует одноименную группу субпелликулярных микротрубочек (Карпов, 1990; Brugeronne e. a., 1979). Сателлитная кинетосома трипаносоматид не имеет корешковой системы. Вопреки распространенному мнению (Brooker, 1971а), эта кинетосома не может рассматриваться какrudимент одного из жгутиков предковых форм, так как в начале цитокинеза именно эта кинетосома формирует жгутик новой особи, после чего формируются две новые сателлитные кинетосомы. Очевидно, что кинетосома рекуррентного жгутика не может формировать двигательный, и наоборот. Таким образом, у трипаносоматид полностью отсутствует рекуррентный жгутик и ассоциированные с ним кинетосомальные корешки. Принимая это положение, мы одновременно определяем и природу субпелликулярных трубочек у трипаносоматид как производных групп дорсальных субпелликулярных микротрубочек их движущих предков. Причем наличие бреши в тубулумме ряда трипаносом является тогда признаком, очевидно, анцестральным. Для жгутиков криптобий и трипаносоматид характерна полифункциональность, которая наиболее ярко демонстрируется примерами трансформации жгутиков из органелл движения в специализированные органеллы прикрепления (Фролов, Скарлато, 1988; 1989; 1990а; Lom, 1980; Brugeronne e. a., 1979; Molnereux, 1977).

Цитостом-цитофарингальный комплекс кинетопластид имеет целый ряд характерных черт. От бодонид к криптобиям и далее к трипаносоматидам удается наблюдать последовательное упрощение, частичную, а затем и полную редукцию этой многокомпонентной клеточной структуры. Исходному типу несомненно более всего соответствует организация цитостом-цитофарингального комплекса свободноживущих бодонид (Карпов, Жуков, 1983; Brooker, 1971а; Mylnikov, 1986; Brugeronne e. a., 1979). В этой группе жгутиконосцев клеточный рот и мощная глотка приспособлены для заглатывания крупных пищевых частиц, в частности бактерий. Можно предполагать, что именно этим путем

в клетки древних кинетопластид проникали прокариотные организмы, ставшие впоследствии их obligatными эндосимбионтами. Цитостом бодонид часто несет на своей наружной поверхности мастигонемоподобные волоски. Клеточная глотка бодонид армируется двумя группами микротрубочек, одна из которых представлена глоточным корешком кинетосомы рекуррентного жгутика, а другая берет начало в фибрillярном материале, подстилающем основание цитостома (Карпов, Жуков, 1983; Brooker, 1971a). Цитостом бодонид открывается на вентральной, обращенной к субстрату стороне тела. Криптобии обладают развитым цитостом-цитофарингальным комплексом бодонидного типа (Brugerolle e. a., 1979; Nohýnková, 1984; Vickerman, 1977; Paterson, Woo, 1983), однако, все его элементы как бы миниатюризованы. Диаметр цитостома, особенно у эндо- и кровепаразитов, существенно меньше, чем у бодонид, глотка не такая мощная, а число армирующих ее микротрубочек, сокращается до 5—8 (рис. 3, 1). Однако все элементы исходного комплекса здесь еще сохраняются. Самые замечательные изменения происходят с аналогичными структурами у трипаносоматид. Относительно хорошо развит цитостом-цитофарингальный комплекс у многих трипаносом, особенно из низших позвоночных животных. Лишь трипаносомы из группы *Salivaria* лишены этого комплекса. Отверстие клеточного рта смешено по сравнению с криптобиями и бодонидами с наружной поверхности тела на «внутреннюю» к жгутиковому карману (у трипаносом из рыб и амфибий) или открывается прямо в стенке последнего (у многих *Stercoraria*) (Meyer, de Souza, 1973; Milder, Deane, 1969; Perez-Reyes e. a., 1976; Preston, 1969; Sanaëgia, Aristimuno, 1970; Steinert, Novikoff, 1960; Weinman e. a., 1984). Глотка армируется одной группой микротрубочек (рис. 3, 2), берущей начало в плотном фибрillярном материале у основания цитостома. Цитостом-цитофарингальный комплекс этих трипаносом близок к криптобиальному, от которого отличается по сути лишь расположением цитостома и отсутствием микротрубочек глоточного корешка. У ряда трипаносом из амфибий наблюдается дальнейшая редукция комплекса. У этих жгутиконосцев сохраняется цитостом и цитофарингальные микротрубочки, вдоль которых в цитоплазму идет транспорт пиноцитозных пузырьков, сам же цитофарингс бесследно исчезает. Все трипаносомы из группы *Salivaria* и все *Leishmania* лишены цитостом-цитофарингального комплекса. Для наших выводов чрезвычайно важна судьба этого несомненно анцестрального признака в группе «низших» трипаносоматид. У всех изученных на настоящий момент *Blastocrithidia* и *Phytomonas* никаких следов цитостома и связанных с ним структур не обнаружено. То же относится к подавляющему большинству *Leptomonas*. И только у *Critidida*, *Proteomonas*, *Herpetomonas* и немногих *Leptomonas* обнаружен сильно редуцированный цитостом (Фролов, Скарлато, 1990а, 1990б; Brooker, 1971б; Janovy e. a., 1974; Souto-Padron e. a., 1980). Он представлен специализированным участком плазмалеммы жгутикового кармана, в котором интенсивно формируются пиноцитозные пузырьки. Эта зона подстилается плотным фибрillярным материалом, в котором берут начало 5—8 микротрубочек, вдоль которых идет транспорт пузырьков (рис. 3, 3). Таким образом, мы должны заключить, что у «низших» трипаносоматид налицо последовательная редукция цитостом-цитофарингального комплекса, причем полная его утрата характерна для тех их групп, с которыми традиционно связывали происхождение «высших» трипаносоматид. Трипаносомы, напротив, включают больше видов, обладающих этим анцестральным признаком.

Ядро кинетопластид примечательно прежде всего тем, что в митозе в нем отсутствуют конденсированные хромосомы (рис. 3, 4). Об их числе можно судить лишь по косвенным данным, в частности по числу кинетохоров и микротрубочек веретена (Raikov, 1982; Scarlato e. a., 1987). Безусловный интерес представляет сравнение числа хромосом в различных группах кинетопластид.

Если подтверждатся пока немногочисленные, а поэтому предварительные данные о том, что трипаносоматиды, вероятно, имеют существенно меньший набор хромосом, чем двухжгутиковые кинетопластиды, то вопрос о возникновении одножгутиковости у трипаносоматид может получить очевидное объяснение (Скарлато, 1987; Raikov, 1982; Paulin, 1975; Solari, 1980a, 1980b; 1982; 1983; Souza de, Meyer, 1974; Vickerman, Preston, 1976). Общая морфология клеток кинетопластид (рис. 1) сходна во всех трех группах жгутиконосцев. У тесно связанных с субстратом бодонид и криптобий хорошо дифференцируются дорсальная и вентральная (обращенная к субстрату) стороны тела. В обеих группах они надежно маркированы: дорсальная сторона соответствующим корешком кинетосомы двигательного жгутика, а вентральная открывающимся здесь цитостомом. В обеих группах отверстие терминально открывающегося жгутикового кармана сдвинуто к дорсальной стороне тела. Сходную дорсо-вентральную асимметрию мы находим и у трипаносоматид. Более отчетливо она выражена у трипаносом, но выявляется и во всех других родах трипаносоматид. При этом полностью совпадает и расположение структур, выбранных нами в качестве маркеров (рис. 1).

Еще одним признаком, который может быть использован в нашей работе, является организация цистных стадий кинетопластид. Они известны у свободноживущих бодонид и «низших» трипаносоматид (Brugeron e. a., 1979; Mehlhorn e. a., 1979). Если предполагать, что между этими группами существуют прямые филогенетические связи, то естественно ожидать сохранение общих черт в организации именно цистных стадий, выполняющих у бодонид и трипаносоматид сходные функции переживания неблагоприятных условий. Цисты бодонид (Brugeron e. a., 1979) имеют классическое строение. Жгутиконосцы втягивают жгутики, плотная аморфная оболочка покрывает организмы снаружи, морфология же клеток простейших не претерпевает заметных изменений. Цистоподобные стадии трипаносоматид имеют уникальную организацию (Mehlhorn e. a., 1979; Tieszen e. a., 1985, 1989). На всем протяжении существования цисты с внешней средой здесь контактирует плазматическая мембрана (Фролов, Скарлато, 1990а; Фолов и др., 1991), лишь в редких случаях несущая слой выраженного гликокалекса. Защитная оболочка формируется в зоне залегания субпелликулярных трубочек (рис. 3, 5). Морфология инцистирующихся трипаносоматид претерпевает коренные изменения, связанные с утратой ряда органелл (Фролов и др., 1991). Все это позволяет сделать вывод о негомологичности цистных стадий бодонид и трипаносоматид и их независимом происхождении в обеих группах кинетопластид. Интересно, что среди «низших» трипаносоматид цистоподобные стадии присутствуют только в жизненных циклах *Blastocritidida* и *Leptomonas*, т. е. у тех групп, с которыми традиционно связывают происхождение трипаносом и лейшманий.

Подводя итог краткому сравнительно-морфологическому анализу кинетопластид, попытаемся сделать некоторые выводы:

1. Наличие единого плана строения с центральным признаком — кинетопластом не оставляет сомнений в том, что бодониды, криптобии и трипаносоматиды образуют хорошо очерченную, естественную группу организмов с прямыми филогенетическими связями.

2. Уникальные черты в организации трипаносоматид (особая организация кинетопласта, жгутикового аппарата, покровов и т. д.) позволяют говорить о монофилетическом происхождении трипаносоматид.

3. Анализ эволюционных преобразований исходного «бодонидного» плана строения у трипаносоматид позволяет констатировать, что наиболее близкой к бодонидам и криптобиям группой трипаносоматид являются трипаносомы, паразитирующие в крови низших позвоночных, а не «низшие» трипаносоматиды.

Вряд ли может вызвать возражение утверждение, что наиболее древней



Рис. 4. Схема эволюции кинетопластид.

Fig. 4. The scheme of the evolution of kinetoplastides.

1 — Bodonidae; 2 — Cryptobiidae; 3 — Trypanosomatidae.

группой кинетопластид являются бодониды. Это следует хотя бы из того, что бодониды свободноживущие организмы, а криптобии и трипаносоматиды — паразитические. Сходство в организации бодонид и криптобий настолько велико, что происхождение криптобий также не вызывает сомнений (Lom, 1979; Vickerman, Preston, 1976; Woo, 1987). Таким образом, необходимо ответить на вопрос, какая из этих двух групп кинетопластид дала начало эволюционной ветви трипаносоматид? Как мы показали выше, по целому ряду признаков, таких как морфология митохондриальных крист, строение покровов, степень развитости цитостом-цитофарин-гального комплекса, трипаносомы из низших позвоночных животных явно сближаются с криптобиями. Попробуем проследить возможную связь этих групп с иной точки зрения. Подавляющее большинство криптобий являются паразитами рыб (Lom, 1979; Woo, 1987). Среди них есть и экто-, и эндо-, и кровепаразиты. Становление кровепаразитизма у криптобий прослеживается довольно ясно. В настоящее время известны как «чистые» эктопаразиты, например *Cr. branchialis*, так и жгутиконосцы, сочетающие черты экто- и эндопаразитов. Такие простейшие, вероятно, и дали начало как истинным эндопаразитам таким, как *Ch. intestinalis*, так и кровепаразитам. Последние сначала обходились без переносчиков. Пример такого рода демонстрирует *Cr. salmostica*. Эти жгутиконосцы способны долгое время существовать в качестве эктокоменсалов и самостоятельно, затем проникать в кровяное русло хозяев (Woo, Wehnert, 1983). Появление переносчиков пиявок упростило задачу отыскания хозяина и проникновение в его кровь, что привело в конце концов к выпадению из жизненного цикла таких криптобий стадий, связанных с внешней средой, и становлению группы облигатных кровепаразитов, типичным представителем которых является *Cr. borreli*. Считается, что пиявки возникли и сформировались как специфические паразиты пресноводных рыб (Лукин, 1976). Но и среди криптобий, паразитирующих в кровяном русле, более 80 % известных видов приурочено к этой группе хозяев. Следовательно, становление кровепаразитизма у криптобий, вероятнее всего, происходило в условиях постоянных пресных водоемов. Здесь обнаруживается очень важная аналогия. Подобно криптобиям трипаносомы также широко используют в качестве хозяев рыб и пиявок, причем около 80 % известных видов трипаносом, паразитирующих в крови рыб, описано из пресноводных хозяев (Lom, 1979). Таким образом, не только морфология, но и одни экологические условия формирования исходных паразитарных систем сближают трипаносом и криптобий.

Опираясь на сделанные ранее выводы, мы хотим предложить следующую гипотезу происхождения трипаносоматид (рис. 4). Можно предполагать, что существовавшие в середине — конце девона временные материковые пресные и солоновато-водные водоемы, насыщенные органикой (Шиманский, 1987), имели богатую фауну простейших, среди которых были и древние бодонидоподобные кинетопластиды. В это время начинается освоение материковых водоемов древними позвоночными — кистеперыми и двоякодышащими рыбами. Совместное существование, в том числе переживание неблагоприятных периодов пересыхания таких водоемов, могло способствовать обособлению ветви бодонид, ставших впоследствии эктокоменсалами позвоночных. Такие простейшие подобно ряду современных криптобий могли жить в слизи на поверхности

тела, в жаберной полости своих хозяев и т. д. В постоянных пресных водоемах карбона уже могли существовать предки современных криптобий и их дальнейшая эволюция была связана со становлением экто-, эндо-, а затем и кровепаразитизма. Важным этапом этой эволюции стало включение в паразитарные системы переносчиков — пиявок. Палеонтология не может датировать время появления этой группы кольчатах червей. Можно лишь предполагать, что обособление этой ветви эволюции кольчатах червей происходило уже в мезозое. Используя переносчиков пиявок, криптобии осваивали новые группы хозяев — костищих рыб. В уже сложившихся паразитарных системах, включавших криптобий, пресноводных рыб и пиявок, произошло возникновение одножгутиковых кинетопластид — трипаносом. Утрата рекуррентного жгутика и ассоциированных с ним структур, формирование практически замкнутого ряда субпелликулярных микротрубочек, появление особого типа кинетоплазма — вот перечень основных морфологических особенностей, отличающих трипаносоматид от их ближайших родственников криптобий. Вся дальнейшая эволюция трипаносоматид была связана с освоением наземного комплекса хозяев. Этот обширный вопрос мы рассмотрим в отдельной работе.

Список литературы

Догель В. А. Курс общей паразитологии. Л.: Учпедгиз, 1947. 363 с.

Калинникова В. Д. Клеточная органелла кинетопласт. Л.: Наука, 1977. 127 с.

Карпов С. А. Система протистов. Омск, 1990. 172 с.

Карпов С., Жуков Б. Ультратонкое строение *Pleuromonas jaculans* Perty (Kinetoplastida, Zoomastigophorea). Простейшие активного ила. Л.: Наука, 1983. С. 153—156.

Лукин Е. И. Фауна СССР. Пиявки. Л.: Наука, 1976. Т. 1. 484 с.

Подлипаев С. А. Каталог мировой фауны простейших семейства Trypanosomatidae // Тр. ЗИН. Л. 1990. Т. 217. 176 с.

Подлипаев С., Фролов А., Колесников А. *Proteomonas inconstans* n. gen., n. sp. (Kinetoplastida: Trypanosomatidae) — паразит клопа *Calocoris sexguttatus* (Hemiptera: Miridae) // Паразитология. 1990. Т. 24, вып. 4. С. 339—346.

Серавин Л. Н. Макросистема жгутиконосцев. Принципы построения макросистемы одноклеточных животных // Тр. ЗИН. Л. 1980. Т. 94. С. 4—22.

Скарато С. О. Особенности тонкого строения ядра паразитического жгутиконосца *Trypanoplasma borghei* (Kinetoplastida) в интерфазе и митозе // ДАН СССР. 1987. Т. 293, № 1. С. 220—221.

Старобогатов Я. И. К вопросу о числе царств эукариотных организмов. Систематика простейших и их филогенетические связи с низшими эукариотами // Тр. ЗИН. Л. 1986. Т. 144. С. 4—25.

Фролов А. О., Малышева М. Цикл развития паразитического жгутиконосца *Crithidia brevicula* (Trypanosomatidae) в лабораторной культуре // Цитология. 1989. Т. 31, № 8. С. 971—973.

Фролов А. О., Скарато С. О. Локализация и способы закрепления жгутиконосцев *Blastocrithidia miridagum* в пищеварительном тракте клопов *Adelphocoris quadripunctatus* // Паразитология. 1988. Т. 22, вып. 6. С. 481—487.

Фролов А. О., Скарато С. О. Электронно-микроскопическое исследование жгутиконосцев *Leptomonas jaculans* из средней кишки клопа *Nepa cinerea* // Паразитология. 1989. Т. 23, вып. 5. С. 383—389.

Фролов А. О., Скарато С. О. Дифференцировка цистоподобных клеток паразитического жгутиконосца *Leptomonas tuscophilus* *in vitro* // Цитология. 1990а. Т. 32, № 10. С. 985—992.

Фролов А. О., Скарато С. О. Структура розетковидных клеточных ассоциатов у низших трипаносоматид // Цитология. 1990б. Т. 32, № 5. С. 445—461.

Фролов А. О., Скарато С. О., Шаглина Е. Морфология цистоподобных клеток жгутиконосца *Leptomonas jaculum* // Цитология. 1991. Т. 33, № 10. С. 960—969.

Шиманский В. Н. Историческое развитие биосфера. Эволюция и биоценотические кризисы. М.: Наука, 1987. С. 5—45.

Walker J. R. The evolutionary origin and speciation of the genus Trypanosoma // Symp. Soc. Gen. Microbiol. (England). 1974. Vol. 24. P. 343—366.

Wardley J., Hargrave R. The trypanosomes of Anura // Adv. Parasitol. 1973. Vol. 11. P. 1—73.

Brooker B. E. Fine structure of *Bodo saltans* and *Bodo caudatus* (Zoomastigophora: Protozoa) and their affinities with the Trypanosomatidae // Bull. Brit. Mus. Zool. 1971a. Vol. 22. P. 89—102.

Brooker B. E. The fine structure of *Crithidia fasciculata* with special reference to the organelles involved in the ingestion and digestion of protein // Z. Zellforsch. 1971b. Bd 116. S. 532—541.

Brugeron G., Lom J., Nohýnková E., Joyon L. Comparaison et évolution des structures cellulaires chez plusieurs espèces de Bodonides et Cryptobiidés appartenant aux genres *Bodo*, *Cryptobia* et *Trypanoplasma* (Kinetoplastida, Mastigophora) // Protistologica. 1979. T. 15. P. 197—222.

Cachon J., Cachon M., Coisson M.-P. The paraflagellar rod: a structure in search of function // Biol. Cell. 1988. Vol. 63. P. 169—181.

Farina M., Attias M., Souto-Padrón J., de Sousa W. Further studies on the organization of the paraxial rod of trypanosomatids // J. Protozool. 1986. Vol. 33. P. 552—557.

Fuge H. Electron microscopic studies on the intraflagellar structures of trypanosomes // J. Protozool. 1969. Vol. 16. P. 460—466.

Hoar C. A. The trypanosomes of mammals. Oxford: Black. Sci. Publ. 1972. 352 p.

Jadin J., Creemers J. L'ultrastructure des formes de culture d'*Endotrypanum schaudini*: Mesnil et Brumont 1908 // Protistologica. 1969. T. 5. P. 383—386.

Janovy J., Lee K., Brumbaugh J. The differentiation of *Herpetomonas megaseliae*: ultrastructural observations // J. Protozool. 1974. Vol. 21. P. 53—59.

Léger L. Sur les affinités de l'*Herpetomonas sabulata* et la phylogénie des trypanosomes // C. R. Soc. Biol. 1904. T. 56. S. 615—617.

Léger L., Dubosq O. Selenococcidium intermedium Lég. et Dub. et la sistematique des Sporozoaires // Arch. Zool. Exp. Gen. 1910. T. 5. S. 187—238.

Lom J. Biologi of trypanosomes and trypanoplasms of fish // Biology of the kinetoplastida. Vol. 2. London; N. Y.; San Francisco: Acad. Press, 1979. P. 269—337.

Lom J. Cryptobia branchialis Nic from fish gills: ultrastructural evidence of ectocomensal function // J. Fish. Dis. 1980. Vol. 3. P. 427—436.

McGhee R., Cosgrove W. Biology and Physiology of the lower Trypanosomatidae // Microbiol. Rev. 1980. Vol. 144. P. 140—173.

Mehlhorn H., Shaub G., Peters W., Haberkorn A. Electron microscopic studies on *Blastocrithidia triatomae* Cerisola et al., 1971 (Trypanosomatidae) // Tropenmed. Parasit. 1979. Bd 30. S. 289—300.

Meyer H., de Sousa W. On the fine structure of *Trypanosoma cruzi* in tissue cultures of pigment epithelium from the chick embryo. Uptake of melanin granules by the parasite // J. Protozool. 1973. Vol. 20. P. 590—593.

Milder R., Deane M. P. The cytostome of *Trypanosoma cruzi* and *T. conorhini* // J. Protozool. 1969. Vol. 16. P. 730—737.

Molyneux D. H. Vector-parasite relationships in the Trypanosomatidae // Adv. Parasitol. 1977. Vol. 15. P. 1—82.

Molyneux D., Ashford R. W. The biology of *Trypanosoma* and *Leishmania*, parasites of man and domestic animals. London: Taylor and Francis, 1983. 294 p.

Mylnikov A. P. Ultrastructure of a colourless flagellate, *Phylloplitus apiculatus* Skuja 1948 (Kinetoplastida) // Arch. Protistenkd. 1986. Bd 132. S. 1—10.

Nohýnková E. A new patogenic *Cryptobia* from freshwater fishes: light and electron microscopic study // Protistologica. 1984. T. 20. S. 181—195.

Patterson W., Woo P. Electron microscopic observations of the blood stream form of *Cryptobia salmostica* Katz 1951 (Kinetoplastida: Bodonina) // J. Protozool. 1983. Vol. 30. P. 431—437.

Paulin J. J. Intracellular microtubules in dividing *Trypanosoma equiperdum* // Biosistem. 1975. Vol. 7. P. 308.

Pérez-Reyes R., Tay J., Cortes M. Ultraestructura de los epimastigotes de *Trypanosoma galba*, un parásito de ranas // Rev. Latinoam. Microbiol. 1976. Vol. 18. P. 47—58.

Preston T. M. The form and function of the cytostome-cytopharynx of the culture forms of the elasmobranch haemalflagellate *Trypanosoma raiae* Laveran and Mesnil // J. Protozool. 1969. Vol. 16. P. 320—333.

Raijkov I. B. The protozoan nucleus. Morphology and evolution // Cell. Biol. Monogr. Vol. 9. Wien; N. Y., 1982. 474 p.

Sanabria A., Aristimuno J. Nuevos estudios acerca de la ultraestructura del *Trypanosoma cruzi* en el cerebro del ratón // Acta Cient. Venezolana. 1970. Vol. 20. P. 32—39.

Scarlato S., Lom J., Nohýnková E. Fine structural morphology of the nucleus of *Trypanosoma danilewskyi* (Kinetoplastida, Trypanosomatidae) during mitosis // Arch. Protist. 1987. Bd 133. S. 3—14.

Solari A. The 3-dimensional fine structure of the mitotic spindle in *Trypanosoma cruzi* // Chromosoma. 1980a. Vol. 78. P. 239.

Solari A. Function of the dense plaques during mitosis in *Trypanosoma cruzi* // Exp. Cell. Res. 1980b. Vol. 127. P. 457—460.

Solari A. Nuclear ultrastructure during mitosis *Crithidia fasciculata* and *Trypanosoma brucei brucei* // J. Protozool. 1982. Vol. 29. P. 330—331.

Solari A. The ultrastructure of mitotic nuclei of *Blastocrithidia triatomae* // Z. Parazitenkd. 1983. Vol. 69. P. 3—15.

Souto-Padron J., de Lima V., Roitman I., de Souza W. An electron microscopic and cytochemical study of *Leptomonas samueli* // Z. Parazitenkd. 1980. Bd 62. S. 127—143.

Souza de W., Meyer H. Associations membrane—microtubules chez *Trypanosoma cruzi* // J. Microsc. Biol. Cell. 1974. Vol. 25. P. 189—190.

Steinert M., Novicoff A. The existence of a cytostome and the occurrence of pinocytosis in the trypanosome, *Trypanosoma mega* // J. Biophys. Biochem. Cytol. 1960. Vol. 8. P. 563—569.

Taylor F. Problems in the development of an explicit hypothetical phylogeny of the lower eukaryotes // Biosystems. 1978. Vol. 10. P. 67—89.

Tieszen K., Molnay D., Abd el-Hafez S. Ultrastructure of cyst formation in *Blastocrithidia familiaris* in *Lygeus pandurus* (Hemiptera Lygaeidae) // Z. Parazitenkd. 1985. Bd 71. S. 179—188.

Tieszen K., Molnay D., Abd el-Hafez S. Host-parasite relationship and cysts of *Leptomonas lygaei* (Trypanosomatidae) in *Lygeus pandurus* (Hemiptera: Lygaeidae) // Parasitology. 1989. Vol. 98. P. 395—400.

Vickerman K. The diversity of the kinetoplastid flagellates // Biology of the Kinetoplastida. Vol. 1. London; N. Y.; San Francisco: Acad. Press, 1976. P. 1—34.

Vickerman K. DNA throughout the single mitochondrion of a kinetoplastid flagellate: observations on the ultrastructure of *Cryptobia vaginalis* (Hesse, 1910) // J. Protozool. 1977. Vol. 24. P. 221—233.

Vickerman K., Preston T. Comparative cell biology of the Kinetoplastid flagellates // Biology of the Kinetoplastida. Vol. 1. London; N. Y.; San Francisco: Acad. Press, 1976. P. 35—130.

Wallace F. G. The trypanosomatid parasites of insects and arachnids // Exp. parasitol. 1966. Vol. 18. P. 124—193.

Weinmann D., White E., Antipa G. *Trypanosoma lucnowi* a new species of trypanosome from *Macaca mulatta* with observations on its fine structure // J. Protozool. 1984. Vol. 31. P. 429—433.

Woo P. T. K. Cryptobia and Cryptobiosis in fishes // Adv. Parasitol. 1987. Vol. 26. P. 199—237.

Woo P., Wehnert S. Direct transmission of hemoflagellate *Cryptobia salmostica* (Kinetoplastida: Bodonina) between rainbow trout under laboratory conditions // J. Protozool. 1983. Vol. 30. P. 334—337.

ЗИН РАН, Санкт-Петербург

Поступила 10.08.1992

THE ORIGIN OF THE TRYPANOSOMATIDES

A. O. Frolov

Key words: Haemoflagellates, evolution, origin of trypanosomatides, fine structure

SUMMARY

Morphological analysis of the evolutionary changes of the cell organization of the Kinetoplastida had shown clear relationship between biflagellate kinetoplastides on the one hand and trypanosomes from lower vertebrates on the other hand. The new hypothesis of the origin of the trypanosomatides is proposed. From our point of view trypanosomes were derived from *Cryptobia* inhabiting the blood of the freshwater fish. In the process of its evolution the trypanosomatides were loosing recurrent flagellum and all structures that were associated with them: two kinetosomal rootlets and ventral subpellicular microtubules. On the other hand trypanosomatides preserved some ancestral structures such as dorsal rootlet of kinetosom of the anterior flagellum and cytostom-cytopharyngal complex. The discoidal nucleoid of the kinetoplast and the ring subpellicular (dorsal) microtubules is the new found feature in the organization of the Trypanosomatidae.

Вклейка к ст. А. О. Фролова

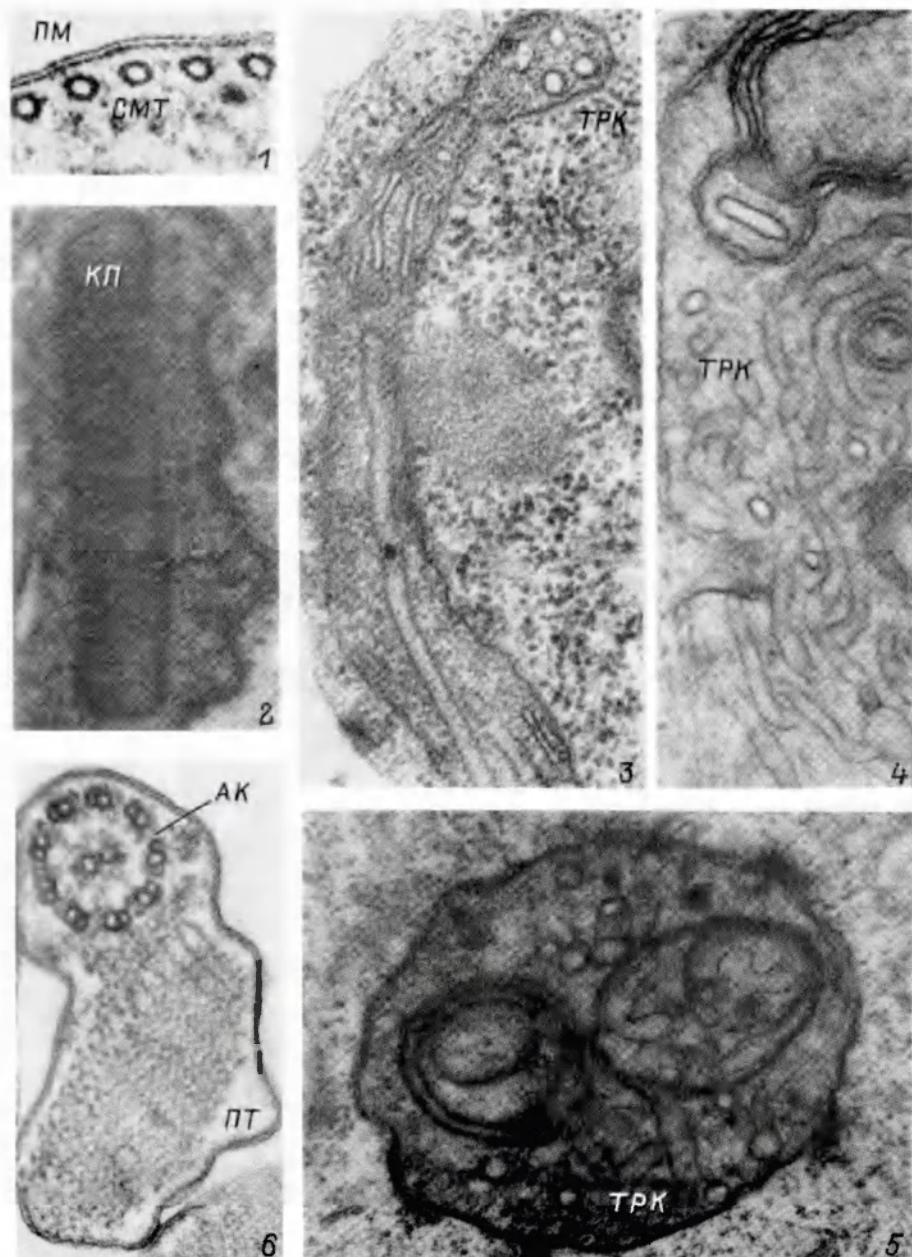


Рис. 2. Ультраструктура трипаносоматид и криптообий.

Fig. 2. Fine structure of trypanosomatides and criptobiides.

1 — тубулемма *Leptomonas jaculum*; 2 — кинетопласт *Trypanosoma rotatorium*; 3—5 — два типа крист в митохондриях трипаносоматид и криптообий; 3 — *Proteomonas brevicula*, 4 — *Trypanosoma danieli*, 5 — *Cryptobia borrelli*; 6 — жгутик *Leptomonas nabicula*; AK — аксонема жгутика; PM — плазмалемма; PT — параксиальный тяж; CMT — субпелликулярные микротрубочки; TPK — трубчатые кристы.
Остальные обозначения, как на рис. 1.

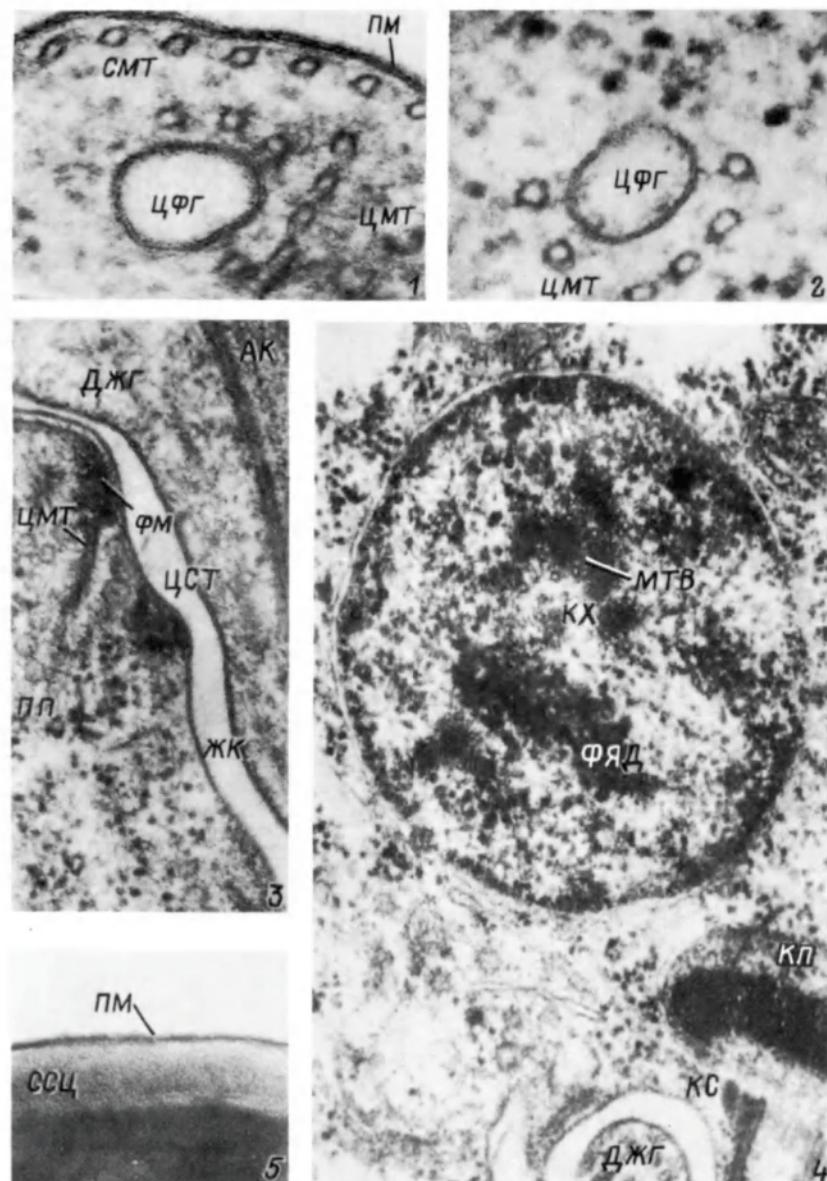


Рис. 3. Ультраструктура трипаносоматид и криптоцистид.

Fig. 3. Fine structure of trypanosomatides and criptobiides.

1 — цитофарингс *Cryptobia borreli*; 2 — цитофарингс *Trypanosoma danilewskyi*; 3 — цитостом *Proteomas* sp.; 4 — митоз у *Trypanosoma rotatorium*; 5 — стенка «цисты» *Leptomonas oncophelli*; ЖК — кинетохор; МТВ — микротрубочки митотического веретена; ПП — пиноцитозные пузырьки; ССП — слой специализированной субпелликулярной цитоплазмы; ФМ — фибрillлярный материал, подстилающий цитостом; ФЯД — фрагментированное ядрышко.

Остальные обозначения такие же, как на рис. 1.